Graellsia, 48: 121-131 (1992)

BRAQUIPTERISMO Y APTERISMO EN FORMICIDOS. MORFOLOGIA Y BIOMETRIA EN LAS HEMBRAS DE ESPECIES IBERICAS DE VIDA LIBRE (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

A. Tinaut y F. Ruano *

RESUMEN

En el presente trabajo se estudia la morfología y biometría de las hembras de diferentes especies de la Península Ibérica en las que aparece alguna reducción en el desarrollo del mesonoto.

El estudio morfológico muestra una especie áptera: *Proformica longiseta,* en la que sin embargo se conservan las suturas típicas de un mesonoto alado, lo que habla de la posibilidad de independencia de los caracteres: alas y escleritos torácicos. A pesar de ello admitimos, para la generalidad de las especies, la correlación entre desarrollo alar y desarrollo torácico.

El estudio biométrico de 102 ejemplares, pertenecientes a 16 especies, muestra una serie de estadios intermedios entre braquipterismo y desarrollo alar completo, siendo el escudo el esclerito que, en base a nuestro estudio, refleja más claramente estas oscilaciones. La relación entre la longitud del escudo y el total de tórax (índice A) permite separar claramente tres grupos de especies, adjudicándolas a las categorías de WHEELER (1917): macronotales, mesonotales y estenonotales.

La relación entre desarrollo del escudo y el desarrollo alar nos permite inferir algunas características biológicas para las diferentes especies, según el grupo en el que biométricamente quede incluida, fundamentalmente en aspectos ligados con la cópula y la formación de nuevas sociedades.

Palabras clave: *braquipterismo, apterismo, formícidos, Península Ibérica.*

ABSTRACT

Brachypterism and apterism in ants. Morphology and biometry in females of free-life Iberian species (Hymenoptera, Formicidae).

Morphology and biometry have been studied for females of different ant species of the Iberian Peninsula which show a reduction in the development of the mesonotum.

This study includes a wingless species, *Proformica longiseta,* which retains sutures typical of a winged mesonotum, leaving open the possibility that wings and sclerites might be independent characteristics. Nevertheless, for the other species in general, we consider wing and thoracic development to be related.

A biometric study of 102 specimens, belonging to 16 species, shows a series of intermediate stages between brachypterism and full wing development, these differences being reflected most clearly in the scutum. The relationship between scutum length and total thorax length (Index A) provides three distinct groups, to which we adapt the categories of WHEELER (1917): macronotal, mesonotal and stenonotal.

The relationship between scutum and wing development leads us to infer certain biological characteristics for the different species, depending on the group to which a species belongs, principally related to mating and the formation of new colonies.

Key words: *Brachypterism, apterism, Formicidae, Iberian Peninsula.*

* Universidad de Granada. Departamento de Biología Animal y Ecología. Granada 18071. España.

Introducción

El apterismo secundario en los insectos es un fenómeno ampliamente extendido, apareciendo en un gran número de órdenes: plecópteros, dípteros, himenópteros y coleópteros, por citar los más conocidos. Las explicaciones a esta pérdida de alas son muy diferentes siendo discutidas en detalle por Mani (1968), Roff (1989, 1990) y Sømme (1989).

En los formícidos el apterismo es inherente a la casta más común y emblemática: las obreras, no conociéndose ninguna especie viva o fósil en la que éstas posean alas de forma habitual. Wheeler (1917) cita la presencia anormal de alas en obreras (por él denominadas «pterergates») de *Myrmica* Latreille, 1804 y *Cryptocerus* Latreille, 1804. Por el contrario, las alas son típicas de las dos castas sexuadas, pero con una diferencia importante entre ambas, ya que permanecen en los machos durante toda su corta vida, mientras que en las hembras caen después de la cópula. Este hecho no debe confundirse con el apterismo en sentido estricto, el cual, junto con el braquipterismo es conocido que puede aparecer de forma relativamente frecuente en algunos géneros, tales como *Monomorium* Mayr, 1855, *Aphaenogaster* Mayr, 1853, *Proformica* Ruzsky , 1903, y otros (Buschinger & Heinze, 1992).

Diferentes explicaciones se han dado a este hecho en los formícidos, así en un principio era asumido que este carácter estaba ligado exclusivamente con la vida parásita, lo que llevó a crear géneros como *Epixenus* Emery, 1908 o *Xenhyboma* Santschi, 1919, para lo que no eran sino hembras de *Monomorium.* En otros casos este apterismo es explicado como resultado de un cambio en la estrategia de dispersión en islas o bordes de desiertos (Bolton, 1986), o resultado de una selección natural positiva en hormigueros heteromórficos con formación de nuevas sociedades en las cercanías del nido materno (Winter & Buschinger, 1986; Heinze, 1989; Heinze & Buschinger, 1989). Villet (1989) lo considera resultado de una estrategia alimenticia y de formación de sociedades.

Por último, Tinaut & Heinze (1992) teniendo en cuenta el tipo de vida (parásito, hipogeo o de vida libre) encuentran que la presencia de estos caracteres en especies de vida libre está relacionada con la aridez, de forma similar a lo encontrado en otros grupos de insectos (Roff, 1990).

La pérdida de alas conlleva, aparte de consecuencias de tipo biológico en relación fundamentalmente con el apareamiento y la formación de nuevas sociedades, una serie de modificaciones morfológicas en el tórax. En el caso de los himenópteros, los individuos con tórax normalmente alado presentan el mesonoto desarrollado, mientras que el metanoto está reducido a una estrecha franja, lo que se relaciona con el tamaño de las alas que cada uno soporta y su intervención en el vuelo. Estos escleritos sufren una reducción paralela a la reducción alar, fenómeno que aparece en diferentes familias de himenópteros (Reid, 1941 y Gauld & Bolton, 1988). Esta regresión en el desarrollo de los escleritos propicia una serie de cambios morfológicos del tórax, que lo van asemejando de forma progresiva al de las castas o especies ápteras, en el que desaparecen incluso las suturas correspondientes al mesotórax y metatórax.

En los formícidos, este fenómeno puede aparecer con diferente intensidad dentro de una especie o de un género, por lo que podemos encontrarnos con todos los estadios morfológicos intermedios entre las obreras y los sexuados con alas normales, surgiendo en estos casos problemas a la hora de discernir entre morfología y función, sobre todo entre las formas ápteras y las braquípteras. Esta situación ha dado lugar a una terminología muy variada y en ocasiones confusa (ver Wheeler, 1917; Peeters, 1991 y Buschinger & Heinze, 1992).

En este trabajo vamos a realizar un estudio morfológico de diferentes especies de la Península Ibérica en las que aparece reducción total o parcial en los escleritos mesonotales, así como un estudio biométrico de estas estructuras, con la finalidad de ver cómo evolucionan y si, en base a estos datos, se puede llevar a cabo alguna ordenación o clasificación de las especies según estos tipos morfológicos.

También trataremos de obtener alguna relación entre la modificación del tamaño de los escleritos del mesotórax y el desarrollo alar y, por tanto, la capacidad de vuelo.

Material y métodos

Hemos reducido este estudio a las especies de la Península Ibérica fundamentalmente por tres razones: 1. Pueden considerarse una entidad taxonómica relacionada con un espacio concreto. 2. La mayor parte de las especies consideradas viven en ambientes similares, excepto *L. acervorum, C. pilicornis* y *F. fusca,* representando diferentes estrategias con respecto a la capacidad de vuelo, dentro del mismo ambiente. 3. El elevado número de especies que presentan estas alteraciones nos permite poder extraer conclusiones que pueden ser aplicables a otras faunas.

Con fines comparativos y para establecer un patrón en el cambio del tamaño de los escleritos, relacionado con la pérdida de la capacidad de vuelo, hemos estudiado, junto a las que mostraban braquipterismo o apterismo, diferentes especies con desarrollo alar y torácico completo. Las especies y el núme-

ro de ejemplares estudiados han sido las siguientes: *Monomorium algiricum* (Bernard, 1955) (> 50), *M. andrei* (Saunders, 1890) (3), *Aphaenogaster iberica* Emery, 1908 (5), *A. senilis* Mayr, 1853 (4), *A. striativentris* Forel, 1895 (5), *A. gibbosa* (Latr., 1798) (6), *Messor bouvieri* Bondroit, 1918 (10), *Leptothorax acervorum* (Fabricius, 1793) (2), *Cataglyphis humeya* Tinaut, 1990 (1), *C. hispanica* (Forel, 1903) (3), *C. velox* Santschi, 1929 (7), *C. iberica* (Emery, 1906) (10), *Proformica longiseta* Collingwood, 1978 (30), *Formica subrufa* Roger, 1858 (6), *F. fusca* Linneo, 1758 (8) y *Camponotus pilicornis* Roger, 1859 (4). En la mayoría de los casos el pequeño número de ejemplares con que contábamos para algunas especies se vio compensado al llevar a cabo los análisis por grupos de especies. La selección de éstas se ha realizado a partir del examen de más de 200 especies de la Península Ibérica.

Un problema previo ha sido la dificultad para encontrar estas hembras en la naturaleza, ya que el tiempo que permanecen en el exterior del hormiguero parece ser inferior al de las especies normalmente aladas, por ello la mayor parte de los ejemplares estudiados han tenido que ser extraídos excavando la totalidad del hormiguero.

Asimismo, establecer la relación directa entre capacidad de vuelo y desarrollo alar nos ha sido imposible, puesto que la disponibilidad de ejemplares alados, en estas especies, ha sido muy baja. Pensamos que este hecho puede deberse, por una parte, a que proceden fundamentalmente del interior del hormiguero, habiéndose corroborado, mediante examen de la espermateca, que en la mayoría de los casos ya se había producido la cópula; o por otra parte, a que la permanencia de las alas sea menor de lo normal en las hembras braquípteras.

La pérdida de las alas nos ha conducido a extrapolar la capacidad de vuelo de acuerdo con el grado de desarrollo de los escleritos del mesotórax, puesto que éstos alojan los músculos alares y por tanto son un reflejo de su desarrollo. La medida de la longitud y superficie del mesonoto o de los escleritos que lo forman puede ser, por tanto, considerada a priori como una buena aproximación.

Los parámetros que hemos medido para este estudio han sido: longitud del tórax, longitud del escudo, longitud del escudete y anchura del tórax a nivel de las tégulas (fig. 1). Estos datos han sido sometidos a un análisis de varianza modelo II (Anova, $p = 0{,}05$), que nos permite establecer comparaciones a pesar de los tamaños de muestra desiguales para cada especie. Así, mediante el ajuste de nuestros datos a la distribución F de Fisher (Sokal & Rohlf, 1980 y Calvo, 1990) conoceremos si podemos atribuir las diferencias significativas entre las especies a su pertenencia a grupos morfológicos distintos.

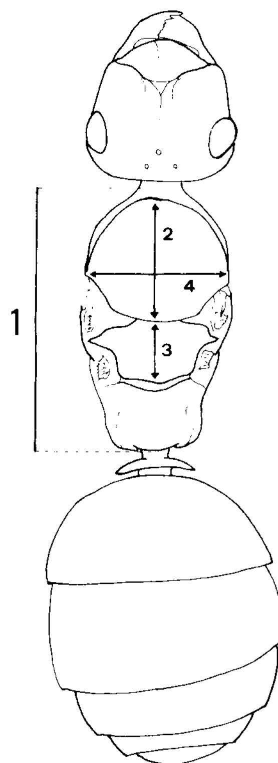


Fig. 1.—Parámetros medidos en cada individuo. (1: longitud del tórax; 2: longitud del escudo; 3: longitud del escudete; 4: anchura del tórax).

Fig. 1.—Parameters measured for each specimen. (1: thorax lenght; 2: scutum length; 3: scutellum length; 4: thorax width).

También han sido halladas la correlación y recta de regresión entre los parámetros medidos.

Para evitar el sesgo que pueda derivarse del tamaño total de cada una de las especies estudiadas, consideramos más útil el empleo de valores relativos (índices) que nos den una idea de la proporción e importancia de los diferentes escleritos, con respecto a la longitud del tórax.

Estudio morfológico

En la figura 2 se recogen los perfiles de las especies más representativas de las tratadas en este trabajo. Para facilitar la exposición, las hemos agrupado previamente de acuerdo con el aparente desarrollo de los escleritos del tórax. Los grupos que hemos considerado han sido los siguientes:

1. Constituido por las especies cuyo tórax tiene la morfología propia de hormigas totalmente aladas y con vuelo funcional. Este es el grupo más numeroso dentro de los formícidos, de él, y con fines comparativos como ya se mencionó en material y méto-

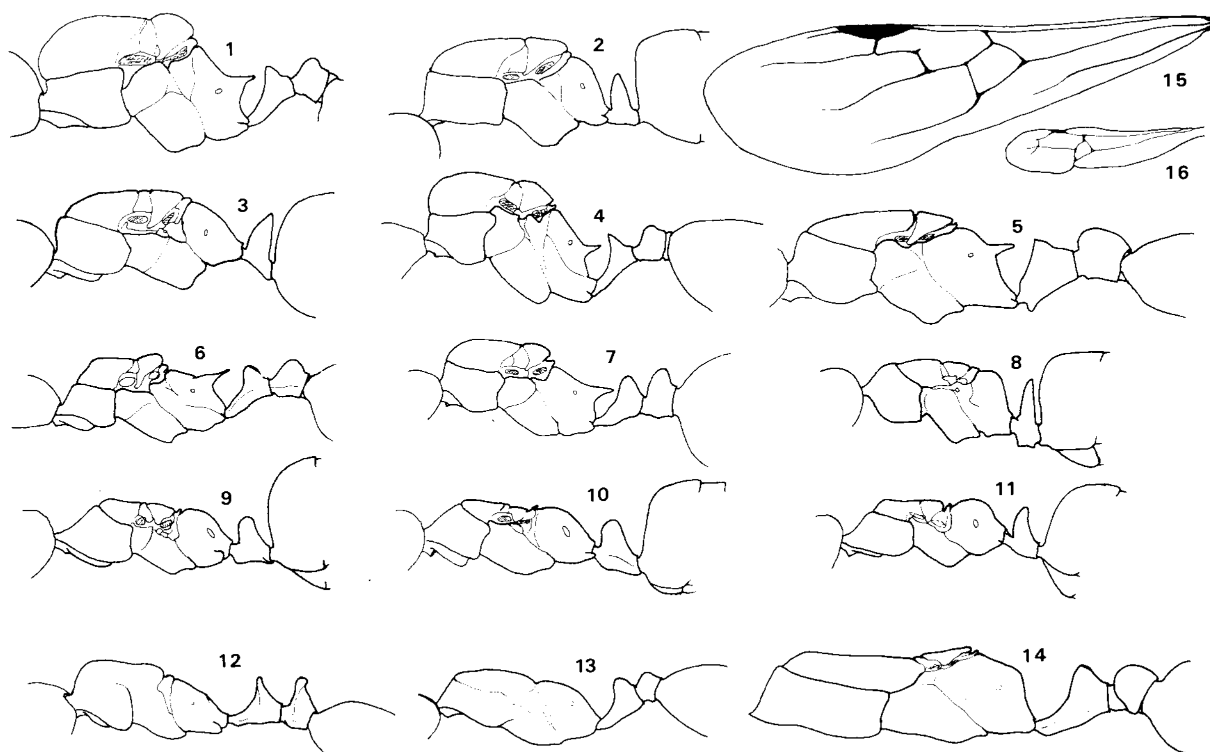


Fig. 2.—Perfiles torácicos de las especies más representativas de las tratadas en este trabajo. 1: *A. gibbosa;* 2: *F. fusca;* 3: *F. subrufa;* 4: *A. striativentris,* 5: *L. acervorum;* 6: *A. iberica;* 7: *A. senilis;* 8: *P. longiseta;* 9: *C. velox;* 10: *C. hispanica;* 11: *C. humeya;* 12: *M. algiricum;* 13: *M. andrei;* 14: *M. andrei* (de Argelia). 15: ala anterior de *A. gibbosa,* 16: ala anterior de *A. iberica* (15 y 16 están realizados a la misma escala, en el resto no se tienen en cuenta los tamaños relativos).

Fig. 2.—Thoracic profiles of the most representative species studied. 1: *A. gibbosa;* 2: *F. fusca;* 3: *F. subrufa;* 4: *A. striativentris,* 5: *L. acervorum;* 6: *A. iberica;* 7: *A. senilis;* 8: *P. longiseta;* 9: *C. velox;* 10: *C. hispanica;* 11: *C. humeya;* 12: *M. algiricum;* 13: *M. andrei;* 14: *M. andrei* (from Algeria). 15: forewing of *A. gibbosa,* 16: forewing of *A. iberica* (15 and 16 drawn to same scale, others not drawn in scale with another).

dos, hemos estudiado las siguientes especies: *Aphaenogaster gibbosa* (fig. 2, 1), *Messor bouvieri, Cataglyphis iberica, Formica fusca* (fig. 2, 2) y *Camponotus pilicornis.*

2. Formado por aquellas especies en las que el mesonoto se hace menos convexo en vista lateral (REID, 1941), siendo la reducción de los escleritos torácicos muy leve. Por esto, la inclusión de algunas especies puede ser discutible. Hemos considerado las siguientes: *Aphaenogaster striativentris* (fig. 2, 4), *Leptothorax acervorum* (fig. 2, 5) y *Formica subrufa* (fig. 2, 3).

3. Incluye aquéllas en las que la reducción de los escleritos mesonotales es muy aparente, pero conservan aún las suturas entre ellos. Las especies incluidas han sido:

— *Aphaenogaster iberica* (fig. 2, 6) es una especie con hembras aladas, muy raramente encontradas por nosotros, ni siquiera en hormigueros durante la eclosión. Hemos encontrado sólo un ejemplar alado, el cual puede sustentar la relación entre alas y reducción torácica (fig. 2, 16). El ejemplar no estaba totalmente pigmentado, probablemente por su reciente eclosión, lo que sugiere que estas hembras retienen sus alas menos tiempo de lo normal.

— *Aphaenogaster senilis* (fig. 2, 7) es muy parecida a la anterior.

— Tres de las especies del género *Cataglyphis* Förster, 1850: *C. velox, C. hispanica* y *C. humeya, (fig. 2, 9, 10, 13)* las cuales muestran el tórax muy similar, con una reducción de los escleritos mesonotales más acusada que en las especies anteriormente mencionadas del género *Aphaenogaster.* Como en este género, no hemos encontrado hembras aladas a pesar de que todos los ejemplares conservaban la base de éstas y las tégulas (fig. 3).

— *Proformica longiseta* (figs. 2, 8 y 4, A-C). Un estudio detallado de esta especie revela la ausencia de restos de alas e incluso de las tégulas, por lo que

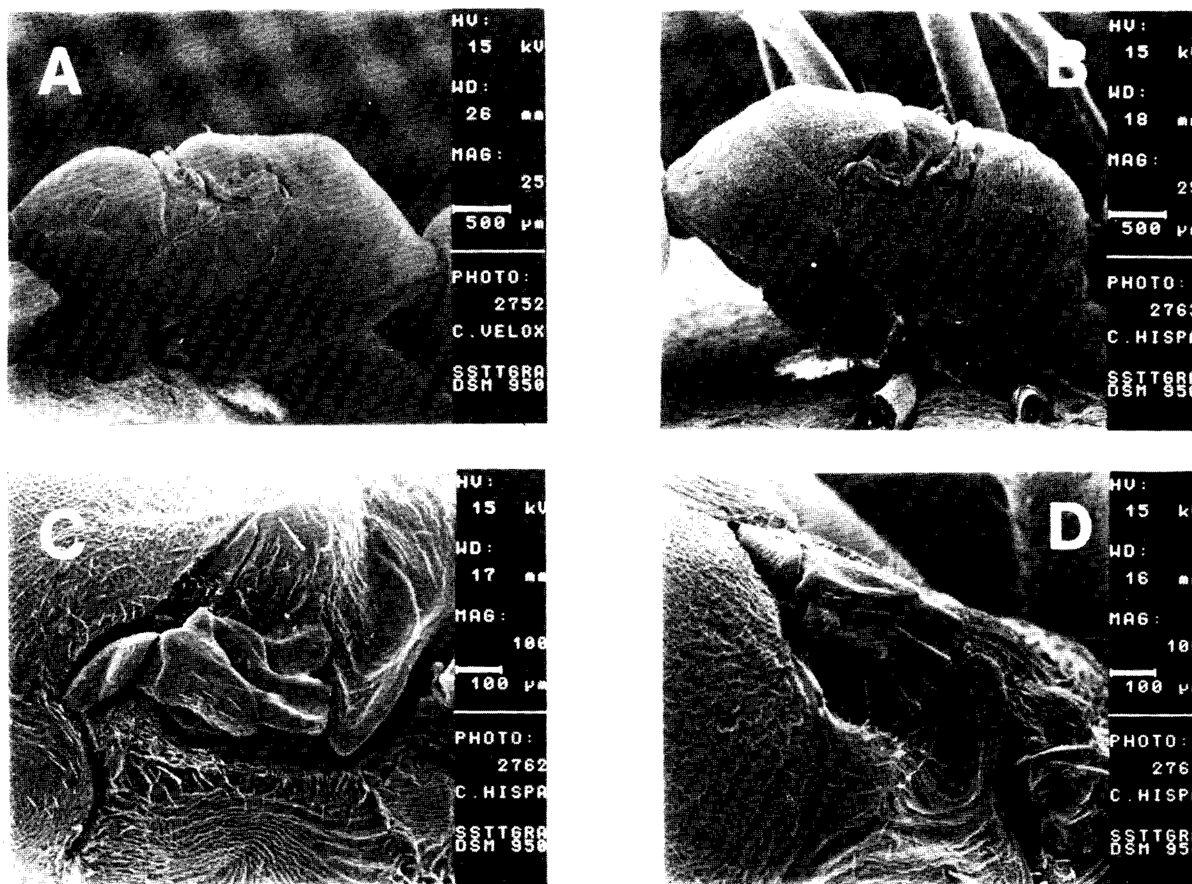


Fig. 3.—A: perfil torácico de *C. velox*. B-D: *C. hispanica:* perfil torácico y detalle de las tégulas e inserciones alares.

Fig. 3.—A. thoracic profile of *C. velox*. B-D: thoracic profile and detail of tegules and wing bases in *C. hispanica*.

debe considerarse como áptera en sentido estricto, a pesar de que conserva los escleritos del mesonoto claramente diferenciados y similares a los de las especies anteriores, constituyendo un buen ejemplo de evolución en mosaico (Futuyma, 1986).

En la Península Ibérica se han citado otras dos especies para este género: *Proformica nasuta* (Nyl., 1856) y *Proformica ferreri* Bondroit, 1916. Bernard (1968) describe la hembra de *P. nasuta* como muy similar a las obreras. No conocemos ninguna descripción de la hembra de *P. ferreri,* por lo que dejando de lado la validez taxonómica de estas especies, podemos considerarlas pertenecientes a este grupo.

4. El último grupo estaría formado por aquellas especies ápteras en las que no se aprecian las suturas que separan los escleritos mesonotales, habiendo desaparecido también las tégulas y cualquier resto de alas. En este grupo hemos incluido una sola especie: *Monomorium algiricum* (figs. 2, 12 y 4, D). Hemos dejado aparte a *Monomorium andrei* ya que, aunque la única hembra que hemos encontrado en la Península Ibérica podía ser incluida en este grupo, hemos visto ejemplares procedentes de Argelia (Museo de Historia Natural de Ginebra) con tórax completo (fig. 2, 14), lo que sugiere que es una especie polimórfica.

Estudio biométrico

Este estudio se ha realizado tan sólo para las especies incluidas en los tres primeros grupos, ya que la ausencia de mesonoto definido en el cuarto grupo sitúa a éste fuera del problema.

Análisis de los parámetros

Analizando los datos obtenidos en conjunto, sin diferenciar la especie a que pertenecen los ejemplares, observamos tres tipos de parámetros (fig. 5):

— La longitud del tórax, con una desviación típica muy alta (S = 0,74). En ningún caso puede con-

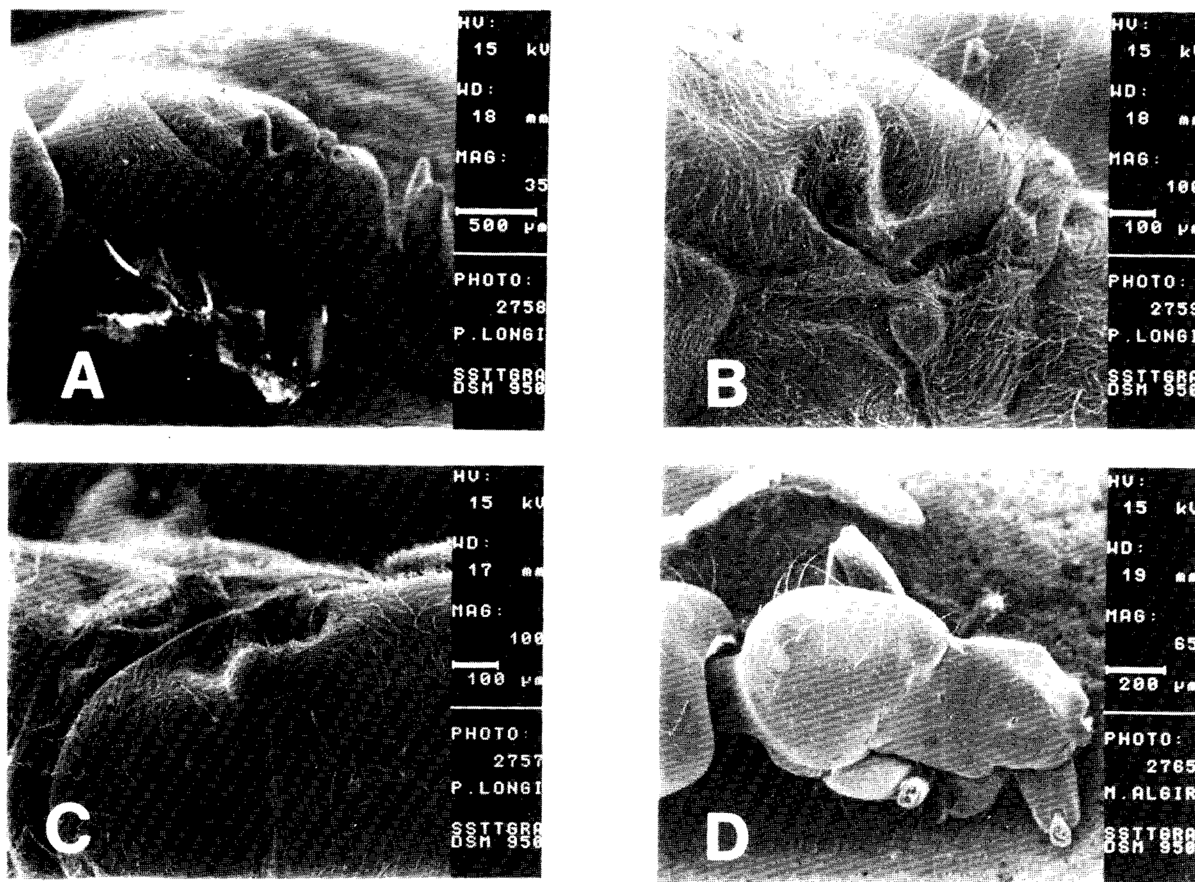


Fig. 4.—A-C: *P. longiseta:* perfil torácico y detalle del meso y metatórax en donde se aprecia la ausencia de tégulas o restos alares. D: *M. algiricum:* detalle del tórax.

Fig. 4.—A-C: Thoracic profile and detail of meso- and metathorax of *P. longiseta* indicating absence of tegules and vestige of wings. D: detail of thorax of *M. algiricum.*

siderarse ligada con el braquipterismo ya que está en relación directa con el tamaño de los individuos.

— La longitud del escudete. Se mantiene muy constante (S = 0,19) a pesar de las diferencias de tamaño interespecíficas, por lo que no constituye un reflejo de las modificaciones morfológicas.

— La anchura del tórax (S = 0,49) y la longitud del escudo (S = 0,46) que presentan una variación intermedia. Estos parámetros reflejan los diferentes estadios de desarrollo torácico, ya que en base a ellos quedan claramente separadas especies con longitud de tórax similar, como ocurre por ejemplo en el caso de *Cataglyphis* y *Messor,* especies de tamaño muy parecido, pero con longitud del escudo y anchura del tórax muy diferente.

Es importante tener en cuenta que la anchura del tórax tomada a nivel de las tégulas coincide con la anchura del escudo. Por tanto consideramos que el braquipterismo se refleja fundamentalmente en el desarrollo del escudo. Para su análisis utilizaremos la longitud y superficie del mismo, en relación con la longitud del tórax, obteniendo así los índices que denominamos A y B respectivamente.

Para el índice A, se puede ver en la figura 6 que las especies quedarían agrupadas como sigue: un primer grupo cuyas medias estarían situadas por debajo del valor 0,375, constituido por *C. hispanica, C. humeya, C. velox* y *P. longiseta.* El segundo grupo, con valores entre 0,375 y 0,45, formado por las especies *A. iberica, A. senilis, A. striativentris, F. subrufa, L. acervorum* y *C. iberica.* Y un tercer grupo, con valores superiores a los anteriores, constituido por *A. gibbosa, C. pilicornis, F. fusca* y *M. bouvieri.*

El análisis de varianza efectuado a las medias del índice A (Tabla I) para cada una de las especies, nos permite comprobar que hay un componente aditivo de la varianza significativo (p = 0,0001) entre grupos. Además puede verse (Tabla II) que no hay efectivamente diferencias significativas (límite de confianza del 95 %) entre las especies del primer grupo, lo que confiere validez a éste. Por otra parte no hay diferencias significativas entre *A. gibbosa* y *C. pili-*

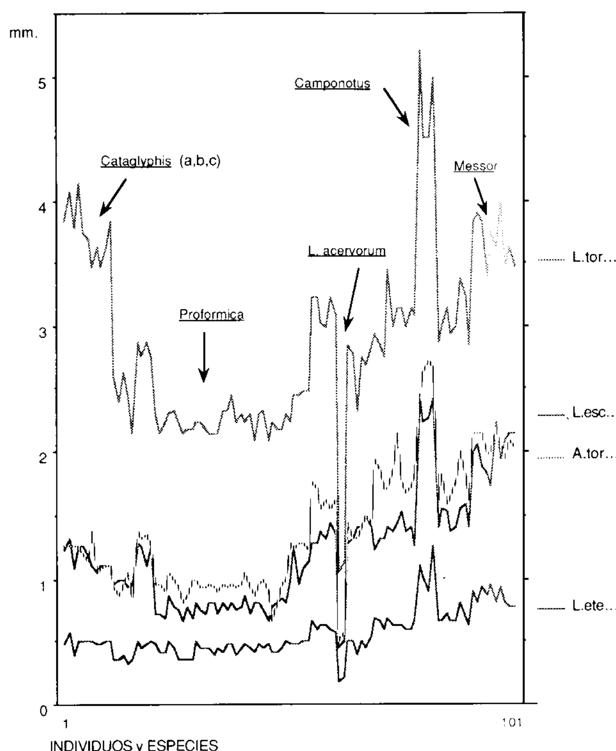


Fig. 5.—Variación de los parámetros del tórax en el conjunto de los individuos. La secuencia de las especies es la misma que la adoptada en las figuras 6 y 7.

Fig. 5.—Group variation of thoracic parameters. The species follow the same order as in figures 6 and 7.

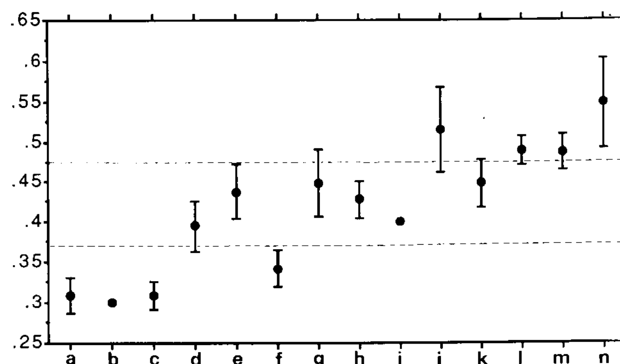


Fig. 6.—Media y desviación típica del Indice A, para cada una de las especies. (a: *C. hispanica;* b: *C. humeya;* c: *C. velox;* d: *A. iberica;* e: *A. senilis;* f: *P. longiseta;* g: *A. striativentris;* h: *F. subrufa;* i: *L. acervorum;* j: *A. gibbosa;* k: *C. iberica;* l: *C. pilicornis;* m: *F. fusca* y n: *M. bouvieri.*)

Fig. 6.—Mean and standard deviation from Index A for each species. (a: *C. hispanica;* b: *C. humeya;* c: *C. velox;* d: *A. iberica;* e: *A. senilis;* f: *P. longiseta;* g: *A. striativentris;* h: *F. subrufa;* i: *L. acervorum;* j: *A. gibbosa;* k: *C. iberica;* l: *C. pilicornis;* m: *F. fusca* y n: *M. bouvieri.*)

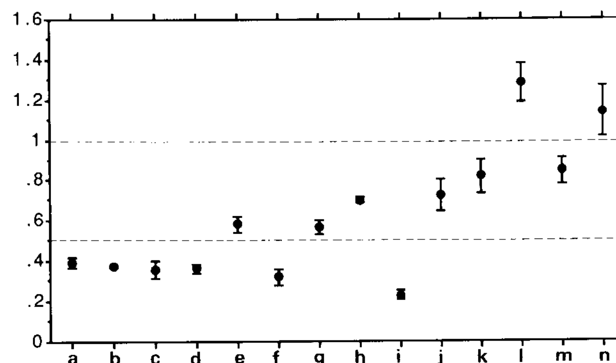


Fig. 7.—Media y desviación típica del Indice B, para cada una de las especies (secuencia y abreviatura como en fig. 6).

Fig. 7.—Mean and standard deviation from Index B, for each species (same order and abbreviations as in fig. 6).

cornis, F. fusca y *M. bouvieri,* sin embargo este grupo no queda de esta forma claramente definido, ya que, con alguna de sus especies, presenta también afinidad *A. striativentris,* especie compartida con el segundo grupo.

Teniendo en cuenta el índice B (fig. 7) podemos ver (Tabla III) que el origen de la variación son también los grupos diferentes (p = 0,0001). Aparecen algunas variaciones con respecto a la ordenación anterior, como es el hecho de que *A. iberica* y *L. acervorum* pasen a formar parte del primer grupo y que *A. gibbosa* y *F. fusca* formen parte del grupo intermedio, el cual queda en este caso muy bien separado de *C. pilicornis* y *M. bouvieri.* El mayor problema que presenta esta ordenación es la situación de *L. acervorum* en la zona de las especies braquípteras. Esto puede explicarse porque en el cálculo de la superficie del escudo los valores disminuyen, al multiplicarse entre sí, de forma progresiva y rápida, haciendo el valor relativo a la longitud del tórax aún mucho menor.

La aplicación del análisis de varianza para las medias en el índice B (Tabla IV) mantiene al primer

Tabla I.—**Análisis de varianza para el índice A (g.l. = grados de libertad; S.C. = suma de los cuadrados; M.C. = cuadrado de las medias y Fs = test F de Fischer)**

Table I.—**Variance analysis for Index A (g.l. = degrees of freedom; S.C. = sum of the squares; M.C. = square of the means and Fs = test F of Fischer)**

Origen de variación	g.l.	S.C.	M.C.	Fs
Entre grupos	13	0,60	0,05	44,769
Intragrupos	87	0,09	1×10^{-3}	p = 0,0001
Total	100	0,69	—	—

Tabla II.—**Valores de Fs (test F de Fisher) para la comparación de las especies con respecto al índice A (* = diferencias significativas al 95 %)**

Table II.—**Fs values (test F of Fisher) for comparison of species in relation to Index A (* = significant differences to 95 %)**

	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n
a	.074	.044	.047 *	.049 *	.039	.047 *	.045 *	.058 *	.045 *	.042 *	.049 *	.043 *	.042 *
		.068	.07 *	.071 *	.065	.07 *	.069 *	.078 *	.069 *	.067 *	.071 *	.068 *	.067 *
			.037 *	.04 *	.027 *	.037 *	.036 *	.051 *	.036 *	.031 *	.04 *	.033 *	.031 *
				.043 *	.031 *	.04 *	.039	.053	.039 *	.035 *	.043 *	.036 *	.035 *
					.034 *	.043	.041	.055	.041 *	.038	.045 *	.039 *	.038 *
						.031 *	.029 *	.047 *	.029 *	.023 *	.034 *	.025 *	.023 *
							.039	.053	.039 *	.035	.043	.036 *	.035 *
								.052	.037 *	.033	.041 *	.034 *	.033 *
									.052 *	.049	.055 *	.05 *	.049 *
										.033 *	.041	.034	.033
											.038 *	.03 *	.029 *
												.039	.038 *
													.03 *

grupo considerado, al que se le une *A. iberica,* y relaciona las siguientes parejas de especies: *A. senilis A. striativentris, F. subrufa - A. gibbosa* y *C. iberica - F. fusca.* Por último, con diferencias significativas con todas las demás especies, y también entre sí, tenemos a *C. pilicornis* y *M. bouvieri.*

Discusión

Como ya indicamos en el estudio biométrico, son los parámetros referidos a longitud del escudo y anchura del tórax los que reflejan mejor las modificaciones ligadas con el braquipterismo.

Al considerar tanto la longitud como la superficie del escudo (parámetros entre los que existe una alta correlación: $r^2 = 0,945$), en relación con la longitud del tórax (figs. 6 y 7 respectivamente), se observa que es el primero de éstos el que puede considerarse como la medida más adecuada y menos conflictiva, ya que no presenta problemas con respecto a la comparación de especies de tamaños muy diferentes.

El índice A está poco condicionado por el tamaño, como se puede ver comprobando la posición de *L. acervorum* en el entorno de *F. subrufa* y *A. striativentris,* al contrario de lo que ocurre con el índice B, muy influenciado por el tamaño de las especies, y según el cual las especies de tamaño extremo se sitúan en puntos opuestos del gradiente del conjunto de especies.

Tabla III.—**Análisis de varianza para el índice B (siglas como en Tabla I)**

Table III.—**Variance analysis for Index B (symbols as in Table I)**

Origen de variación	g.l.	S.C.	M.C.	Fs
Entre grupos	13	9,39	0,72	173,092
Intragrupos	87	0,36	4×10^{-3}	p = 0,0001
Total	100	9,75	—	—

Al considerar de forma conjunta ambos índices (fig. 8) podemos ver más claramente que es el índice A, y por tanto la longitud del escudo, el que rige realmente la separación espacial de los grupos según el grado de reducción torácica.

Podemos concluir a partir de nuestros cálculos que se pueden establecer básicamente tres grupos de especies, mostrando una gradación casi continua entre el braquipterismo y el tórax completo. Esta ordenación nos parece concordante con la clasificación de

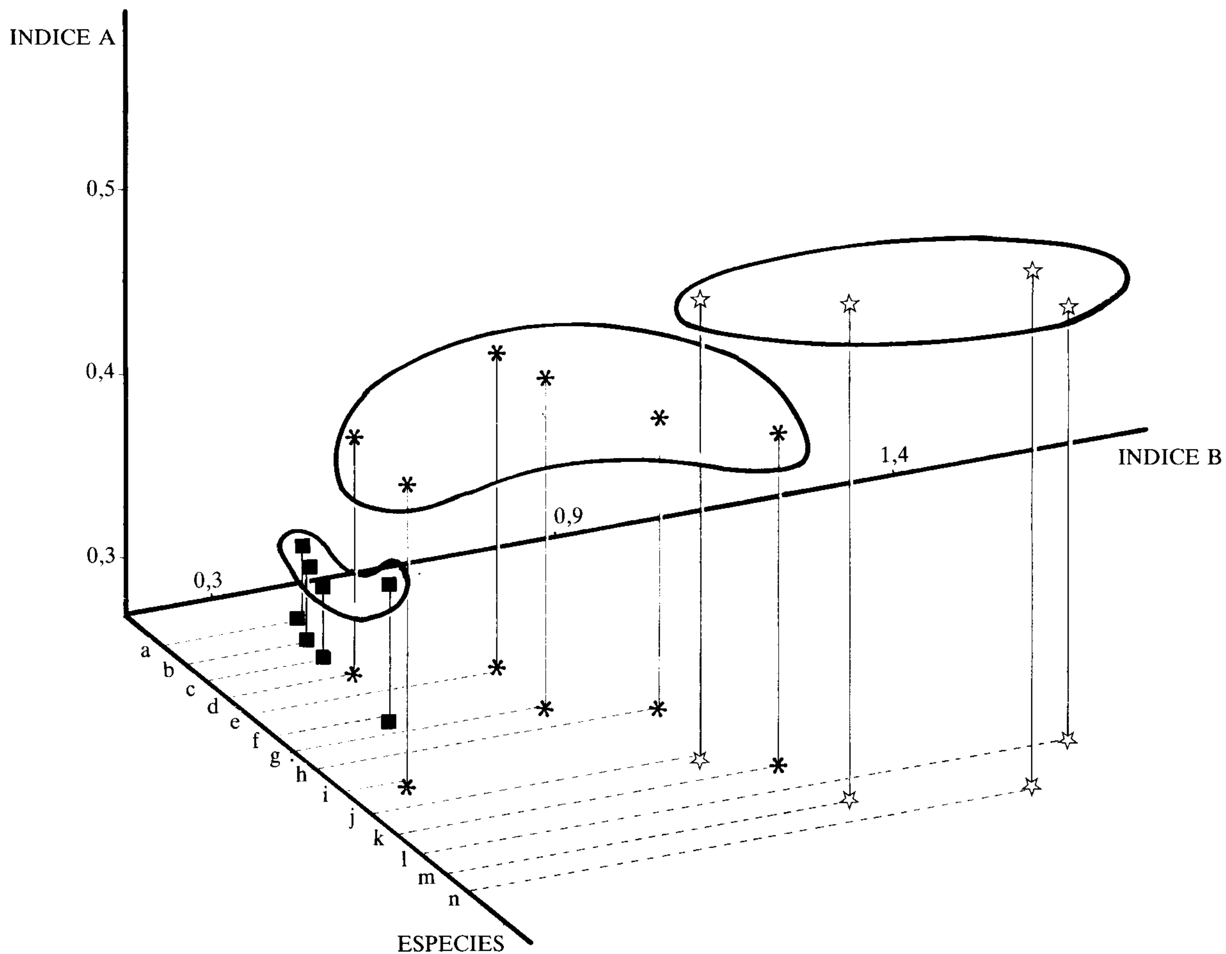


Fig. 8.—Representación tridimensional de los valores alcanzados por las diferentes especies y de cada uno de los grupos que se discuten en el texto.

Fig. 8.—Tridimensional representation of values reached by different species and for each group discussed in text.

Wheeler, pudiendo hablar de especies macronotales: *M. bouvieri* y *C. pilicornis* en las que podríamos incluir también a *A. gibbosa* y *F. fusca;* especies mesonotales, en las que estarían *A. senilis, A. striativentris, F. subrufa, C. iberica, A. iberica* y *L. acervorum;* y estenonotales, en las que estarían incluidas *C. hispanica, C. humeya* y *C. velox,* así como *P. longiseta* y muy probablemente *P. nasuta* y *P. ferreri.* Este último grupo queda siempre bien separado, incluso usando diferentes parámetros.

El criterio de clasificación de Heinze y Buschinger (1987) establece una distinción entre hembras ginomorfas e intermorfas, lo cual no está de acuerdo con la gradación encontrada por nosotros, ya que en nuestro caso la mayor parte de las especies se corresponderían con diferentes estadios de ginomorfas, extremo no considerado por estos autores.

Algunas observaciones de tipo biológico nos permiten establecer la correspondencia entre cada uno de estos grupos y la capacidad de vuelo. Así en el caso de las macronotales es conocida la capacidad de desplazamiento por medio del vuelo de las hembras, dándose incluso la cópula en el aire. La inclusión de *C. iberica* dentro del grupo mesonotal vendría avalada por lo que se sabe de su comportamiento reproductor (Cerdá, 1988), ya que esta especie, igual que otras de su género, apenas tiene capacidad para desplazarse volando y realiza la cópula en el suelo después de una «carrera nupcial». Esto podría hacernos sospechar comportamientos similares en cuanto a la importancia del vuelo, para otras especies que se comportan biométricamente igual, tales como *F. subrufa, A. striativentris* e incluso *A. gibbosa* o *F. fusca.*

En el caso de las estenonotales no se conoce el

Tabla IV.—**Valores de Fs (test F de Fisher) para la comparación de las especies con respecto al índice B (* = diferencias significativas al 95 %)**

Table IV.—**Fs values (test F of Fisher) for comparison of species in relation to Index B (* = significant differences to 95 %)**

	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n
a	.148	.089	.094	.098 *	.078	.094 *	.091 *	.117 *	.091 *	.085 *	.098 *	.087 *	.095 *
		.137	.141	.144 *	.131	.141 *	.139 *	.157	.139 *	.135 *	.144 *	.136 *	.135 *
			.075	.08 *	.054	.075 *	.071 *	.103 *	.071 *	.063 *	.08 *	.066 *	.063 *
				.086 *	.062	.081 *	.078 *	.107 *	.078 *	.07 *	.086 *	.073 *	.07 *
					.068 *	.086	.083 *	.111 *	.083 *	.076 *	.091 *	.079 *	.076 *
						.062 *	.057 *	.094	.057 *	.047 *	.068 *	.051 *	.047 *
							.078 *	.107 *	.078 *	.07 *	.086 *	.073 *	.07 *
								.105 *	.074	.066 *	.083 *	.069 *	.066 *
									.105 *	.099 *	.111 *	.102 *	.099 *
										.066 *	.083 *	.069 *	.066 *
											.076 *	.061	.057 *
												.079 *	.076 *
													.061 *

comportamiento reproductor para ninguna de las especies aquí estudiadas, pero la ausencia de alas en *P. longiseta* conlleva de forma obvia la cópula en el suelo y el desplazamiento por medio de la marcha. La fidelidad biométrica de *C. hispanica, C. humeya* y *C. velox* con esta especie, a pesar del tamaño voluminoso de las hembras, comparable a *Messor,* pueden hacernos sospechar de la poca o nula utilidad de las alas en estas especies.

Por último, el braquipterismo, y por tanto la tendencia al apterismo, no aparece relacionado con el tamaño de los ejemplares, lo que nos induce a pensar que se trata de un carácter adaptativo controlado por aspectos ecológicos o biológicos externos al individuo y no, como también podría pensarse, una respuesta a un problema mecánico en el desplazamiento de formas voluminosas o, por el contrario, muy pequeñas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a nuestros compañeros de departamento: R. Morales-Baquero sus consejos en lo referente al tratamiento estadístico, y M. Ballesta Franco e I. Fernández Escudero su colaboración en el tedioso y duro trabajo de medir ejemplares o de excavar hormigueros. Por último a J. P. Martínez Camacho (Departamento de Genética) sus sugerencias. Este trabajo se ha beneficiado en parte de una ayuda del proyecto Fauna Ibérica II DGICYT PB89-0081.

Referencias

BERNARD, F. 1968. *Les fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidental et septentrionale.* Ed. Masson. París. 411 pp.

BOLTON, B. 1986. Apterous females and shift of dispersal strategy in the *Monomorium salomonis* —group (Hymenoptera, Formicidae)—. *J. Nat. Hist.,* 20: 267-272.

BUSCHINGER, A. y HEINZE, J. 1992. Polymorphism of female reproductives in ants. En *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, Ed.) Leuven University Press.

CALVO, F. 1990. *Estadística aplicada.* Ed. Deusto. 593 pp.

CERDA, X. 1988. La carrera nupcial de *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906) (Hymenoptera, Formicidae). *Actas III Congr. Ibér. Entom.,* págs. 511-514.

FUTUYMA, D. J. 1986. *Evolutionary biology.* Ed. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. 2nd. ed. 600 pp.

GAULD, I. y BOLTON, B. 1988. *The Hymenoptera.* Oxford University Press. 332 pp.

HEINZE, J. 1989. Alternative dispersal strategies in a North American and. *Naturwissenschaften,* 76: 477-478.

HEINZE, J. y BUSCHINGER, A. 1987. Queen polymorphism in a non-parasitic *Leptothotax* species (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.,* 34: 28-43.

HEINZE, J. y BUSCHINGER, A. 1989. Queen polymorphism in *Leptothorax* spec. *A:* its genetic and ecological background (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.* 36: 139-155.

MANI, M. S. 1968. *Ecology and biogeography of high altitude insects.* Schmitschek Göttingen Ed. Junk. The Hague. 527 pp.

PEETERS, C. P. 1991. Ergatoid queens and intercastes in ants: two distinct adult forms wich look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Insectes. Soc.* 38: 1-15.

REID, J. A. 1941. The thorax of the wingless and short-winged Hymenoptera. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 91: 367-446.

ROFF, D. 1989. Exaptation and the evolution of dealation in insects. *J. evol. Biol.*, 2: 109-123.

ROFF, D. 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs.* 60: 389-421.

SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1980. *Introducción a la bioestadística.* Ed. Reverté, 362 pp.

SØMME, L. 1989. Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. *Biol. Rev.*, 64: 367-407.

TINAUT, A. y HEINZE, J. 1992. Wing reduction in ant queens from arid habitats. *Naturwissenschaften.* 79: 84-85.

VILLET, M. 1989. A syndrome leading to ergatoid queens in Ponerinae ants (Hymenoptera, Formicidae). *Jour. Nat. Hist.*, 23: 825-832.

WHEELER, W. M. 1917. The phylogenetic development of subapterous and apterous castes in the Formicidae. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 3: 109-117.

WINTER, U. y BUSCHINGER, A. 1986. Genetically Mediated Queen Polymorphism and Caste Determination in the Slave- making Ant, Harpagoxenus sublaevis (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.*, 11: 125-137.

Recibido el 11-V-1992
Aceptado el 31-VIII-1992